1941. Gregory, W. K. and H. C. Raven. *Studies on the Origin and Early Evolution of Paired Fins and Limbs.* Ann. New York Academy of Sc., Vol. 42, Art. 3.

1926. Westenhöfer, M. *Vergleichend-morphologische Betrachtungen über die Entstehung der Ferse und des Sprunggelenks der Landwirbeltiere mit besonderer Beziehung auf den Menschen.* Arch. Frauenkde Konstitutionsf., Bd. 12.

(Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich).

No 14. F. E. Lehmann. — Über die Struktur des Amphibieneies.[1]

I. Fragestellung.

Dalcq und Pasteels haben neuerdings in verdienstvoller Weise für die Amphibien gezeigt, wie unvollständig bekannt die Entwicklungsphysiologie des Eies ist im Vergleich zu derjenigen der Gastrula. Schon die zahlreichen neueren Versuche von Penners und Schleip (1928), Motomura (1935) und Ancel und Vintemberger (1938) an Amphibieneiern liessen erkennen, dass der Eiinhalt allein durch Schwerewirkung umgeordnet werden kann. Im Zusammenhang damit wird die ursprüngliche Polarität der Eier, insbesondere die Lage des Urmundes verändert. Von Dalcq und Pasteels stammt eine Hypothese, die sich auf zahlreiche Experimente von Pasteels (Arch. de Biol., *49-52*, 1938/41) stützt und die alle Tatsachen einheitlich zu deuten versucht. Es soll einerseits der Dottergradient, der am vegetativen Pole maximal und am animalen Pole minimal sei, eine Rolle spielen und andererseits ein Feld, das in der Rinde des grauen Halbmondes sein Zentrum habe, massgebend für die Bestimmung des Anlagenmusters sein. Bei Verlagerungen des Eiinhalts soll die neue Lage des Dottergradienten zusammen mit dem nicht verlagerten Rindenfeld des grauen Halbmondes die Lage des Urmundes bestimmen.

Eigene Versuche an zentrifugierten *Tubifex*-Eiern über die Wirkung von Rindenfeldern auf die subkortikale Muttersubstanz der Polplasmen führten zu der Frage, ob nicht auch beim Amphibienei subkortikales Plasma eine Rolle spiele, das in der Hypothese von Dalcq und Pasteels unberücksichtigt geblieben war. Ein erster Hinweis für meine Vermutung fand sich in einer fast unbekannt gebliebenen Arbeit von Banki (Verh. X. Internat. Zoologen-Kongress, Budapest, 1929,

---

[1] Mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule.

S. 375-384), in der für das Axolotl-Ei starke Verschiebungen des subkortikalen Plasmas („Bildungsplasmas" BANKI) im Gebiet des grauen Halbmondes beschrieben wurden. Ferner erörtert schon SPEMANN (1936) in seinem Buch die Möglichkeit, dass die Befunde von PENNERS und SCHLEIP durch Plasmaverlagerungen erklärt werden könnten. Er fügt hinzu (*l. c.*, S. 211): „Es läge dann eine sehr früh vorgenommene Organisatortransplantation mit den bekannten Folgen vor und die Einführung einer neuen Erklärung würde sich erübrigen."

Damit stellte sich die Frage, wie weit das Randzonenmaterial auf dem Eistadium durch subkortikales Plasma vertreten sei. Rein mengenmässig müsste das subkortikale „Marginalplasma" reichlich vorhanden sein; denn die Randzone der jungen Blastula umfasst einen beträchtlichen Teil der Keimsubstanz. Ferner müsste das Marginalplasma bei Verlagerungen des Eiplasmas massgebend für die neue Lage des Urmundes sein. Eigene Beobachtungen an Axolotleiern, die allerdings noch des weiteren Ausbaues bedürfen, sprechen zu Gunsten der angeführten Überlegungen.

II. Eigene Beobachtungen am Marginalplasma.

a) *Normalkeime.*

Werden frisch befruchtete oder auch unbesamte Eier vom Axolotl in Formalin fixiert und mit dem Skalpell halbiert, so findet sich auf der pigmentlosen vegetativen Hälfte, etwas oberhalb des Aequators, stets eine Anhäufung von subkortikalem Plasma (Fig. 1*a*), das deutlich pigmentiert ist. Wie Schnitte durch die Aequatorialzone (Fig. 1*b*) zeigen, ist dieses Plasma deutlich ringförmig in der ganzen marginalen Zone angehäuft. Im künftigen Dorsalbereich scheint der Ring anfänglich etwas breiter zu sein. Nach Entstehung des grauen Halbmondes wird er, im Zusammenhang mit den von BANKI beschriebenen Plasmaströmungen, gerade in dieser Zone sehr verwaschen und geht ohne jede scharfe Grenze in das weisse vegetative Material über. Im zentralen Bereich der animalen Kalotte findet sich unpigmentiertes, locker strukturiertes, wohl wasserreiches Material. Werden die Eier in konz. Ammonsulfatlösungen stark entwässert, so schrumpfen die 3 genannten Bezirke in verschiedener Weise. Auf dem sehr fest gewordenen vegetativen Sockel sitzt der Ring des marginalen Plasmas, der nun als solcher sichtbar ist, da das zentrale animale Material stark

geschrumpft ist. Mikroskopische Schnitte erweitern diese Befunde, indem sie zeigen, dass der vegetative Sockel arm an Plasma und reich an groben Dotterkörnern ist. Von einem deutlichen Dottergefälle konnte ich nichts bemerken. In der marginalen Zone ändert sich der Charakter des Eiinhalts ziemlich unvermittelt, was sich in einer Zunahme des Pigments, des Plasmagehalts und des Gehalts an kleinen Dotterkörnern äussert. Die vorliegenden Befunde und weitere Schnittbeobachtungen machen es wahrscheinlich, dass der

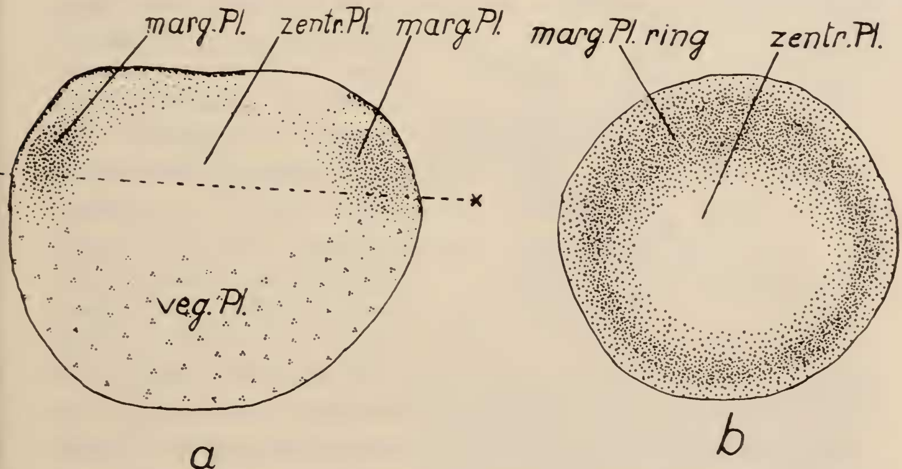


Fig. 1.

Struktur des normalen Axolotl-Eies.

a) Medianschnitt durch ein frisch abgelegtes Ei. Auf dem Sockel des pigmentarmen vegetativen Plasmas (veg. Pl.) sitzt der subkortikale Ring des marginalen Plasmas (marg. Pl.), deutlich erkennbar durch seine etwas stärkere Pigmentierung. Der Kern des schwammigen zentralen Plasmas (zentr. Pl.) ist weiss gelassen. Die Linie x——x bezeichnet die Schnittebene der Figur 1 *b*.

b) Aufsicht auf die Schnittfläche der vegetativen Kalotte eines gleichalten Eies nach aequatorialer Schnittführung auf der Höhe der Linie x——x der Figur 1 *a*. Der bilateralsymmetrische Ring des marginalen Plasmas ist sichtbar.

marginale Ring des subkortikalen Plasmas als Vorläufer des Randzonenrings der jungen Gastrula zu betrachten ist. Er zeigt, wie schon Banki beim Axolotl fand, nach Erscheinen des grauen Halbmondes Verschiedenheiten auf der dorsalen und der ventralen Seite. Entsprechende deutliche Verschiedenheiten fand ich auch an Furchungsstadien von *Bufo*.

b) *An Keimen mit verlagertem Eiinhalt.*

Die vorstehend geschilderten Beobachtungen führen zur naheliegenden Frage, wie sich das marginale Plasma verhält, wenn der Eiinhalt verlagert wird. Ausser den ausführlichen Beobachtungen von PENNERS und SCHLEIP (1928) am Froschei liegen keine neueren Angaben vor. Ich habe einige Versuche an Axolotleiern vor Bildung des grauen Halbmondes angestellt. Die Eier wurden mit dem vegetativen Pol nach oben in Zwangslage festgehalten. Nach einiger Zeit erschien im weissen Feld der charakteristische Bornsche Halbmond, ein ausgedehntes, halbmondförmiges Areal von grauer Färbung. Die Mitte dieses Halbmondes wurde mit Nilblau markiert. Sie bildete später die mediane Zone der dorsalen Urmundlippe. An der Grenze zwischen grauer und weisser Zone entstand der Urmund. Einige der gedrehten Eier wurden auf frühen Furchungsstadien fixiert und mit dem Skalpell halbiert. Medianschnitte zeigten, dass die Zone des Bornschen Halbmondes von grauem subkortikalen Plasma unterlagert war (Fig. 2) und dass an der von aussen sichtbaren Grenze zwischen Grau und Weiss das weisse vegetative Material begann. In unserem Falle wurde also der Bornsche Halbmond durch zusammenströmendes subkortikales Plasma der Marginalzone gebildet. Dieses Plasma bildet das Baumaterial der dorsalen Urmundlippe. Damit scheint mir ein erster Hinweis dafür erbracht zu sein, dass 1. bei Verlagerungen des Eiinhaltes der Urmund dort entsteht, wo marginales Plasma von craniodorsalem

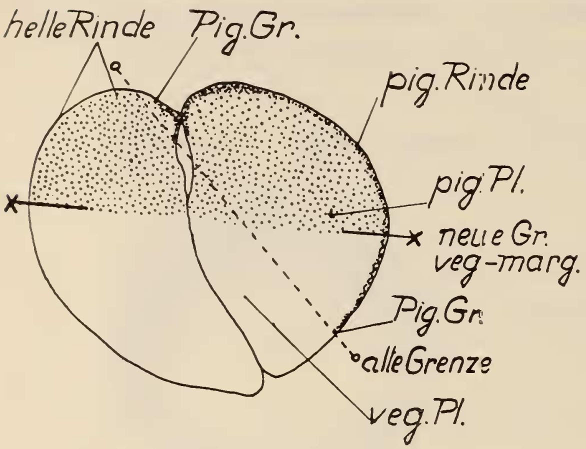


FIG. 2.

Medianschnitt durch ein Axolotl-Ei auf dem Zweizellenstadium, das kurz nach der Ablage in Zwangslage festgehalten worden war. Die alte Grenze zwischen marginalem und vegetativem Plasma ist durch die Linie o——o, die neue Grenze durch die Linie x——x bezeichnet. Die grau verfärbte Zone des Bornschen Halbmondes, bezeichnet durch „helle Rinde", ist von pigmentiertem Plasma unterlagert. Der nach der Drehung am vegetativsten liegende Teil der pigmentierten Rinde liegt nun über weissem vegetativen Material.

Charakter an das weisse Material grenzt und 2. dass das Urdarmdach aus dem marginalen Plasma entsteht.

III. Deutung.

Die Schnittbilder aus der Arbeit von Schleip und Penners (1928) scheinen mir dieselbe Deutung zuzulassen. Die Autoren drehten die Eier von *Rana fusca* auf dem Zweizellenstadium. Da der Dotter in diesem Falle längs der Teilungsebene absinkt, dürfte der Ring des marginalen Plasmas oftmals zerrissen worden sein. Das würde die Häufigkeit von Doppelbildungen erklären. Die Bildung des Urmundes erfolgt an der Kontaktstelle von marginalem Plasma (wahrscheinlich „brauner Dotter" dieser Autoren) und Dotter. Der Umfang des eingerollten Materials dürfte von der Menge des vorhandenen marginalen, deutlich dunkler pigmentierten Plasmas abhängen. Das lässt sich aus den Figuren von Penners und Schleip ablesen. Ob die Befunde von Motomura, Ancel & Vintemberger und Pasteels in gleicher Weise gedeutet werden können, ist unsicher, da von diesen Autoren keine Schnittbilder veröffentlicht wurden. Immerhin lassen ihre Befunde unsere Deutung als möglich erscheinen. Besonders der Umstand, dass die Lage des neuen Urmundes eine gewisse Beziehung zur Lage des früheren grauen Halbmondes zeigt, lässt sich sehr gut mit der Vorstellung vereinbaren, dass sich der craniodorsale Anteil des Marginalplasmaringes, der ursprünglich im grauen Halbmond liegt, in vielen Fällen nur wenig aus seiner ursprünglichen Zone heraus verschieben wird.

Auch vergleichend-embryologisch wäre das Vorhandensein eines bilateral-symmetrischen Ringes von Marginalplasma sehr wohl verständlich. Man vergleiche dazu den Randzonenring der Fische und von Petromyzon. Das Muster des Ascidieneies zeigt ebenfalls Anklänge an diese Anordnung.

Mit der Feststellung, dass der Ring des subkortikalen Marginalplasmas („Bildungsplasma" von Banki) — schon im unbefruchteten Ei — als Vorläufer der späteren Randzone zu betrachten sei, ist selbstverständlich noch nichts über die entwicklungsmechanische Organisation des Marginalplasmas ausgesagt. Es ist vorderhand noch ungeklärt, wann das marginale Plasma seine vollständige dorsoventrale und craniocaudale Gefälleorganisation erwirbt, d. h. wann es zum

eigentlichen Organisationszentrum wird. Vergleichend-embryologische und experimentelle Tatsachen weisen auf die Phase von der Befruchtung bis zur ersten Furchungsteilung hin. Hier spielt sich die auffallende Symmetrisierungsreaktion bei der Bildung des grauen Halbmondes ab. Sie ist begleitet von ausgedehnten Plasmaverschiebungen an der Grenze von marginalem und vegetativem Plasma (Banki). Hier könnten sich also auch Reaktionen zwischen marginalem und vegetativem Plasma abspielen, für deren Bedeutung mancherlei spricht (Dalcq und Pasteels). Wenn nach der hier dargelegten Auffassung bei diesen Vorgängen dem marginalen Plasma eine wesentliche Rolle zukommt, so scheint mir dagegen wenig für eine führende Beteiligung der Eirinde zu sprechen, im Gegensatz zum *Tubifex-Ei*, bei dem die Polfelder der Rinde für die Bildung der Polplasmen wichtig sind (Lehmann 1940, 1941). Gerade die sichere Erwartung, dass auch beim Amphibienei die Rinde mitbeteiligt sein müsse, hat verschiedenen Autoren die Deutung der Befunde so sehr erschwert. Für weitere Versuche zur endgültigen Klärung der aufgeworfenen Fragen wäre es erwünscht, das Marginalplasma, das bei pigmentarmen Arten nicht erkennbar (Pasteels) ist, durch histochemische Reaktionen hervorzuheben. Jedenfalls zeigen unsere Beobachtungen jetzt schon, dass sich eine umfassende Theorie der Frühentwicklung der Amphibien gründlich mit den Eigenschaften und der Bedeutung des bisher zu wenig beachteten subkortikalen Plasmas, insbesondere des marginalen Plasmaringes, befassen muss.

(Aus dem Zoologischen Institut Bern.)

N° 15. **E. Hadorn und H. Gloor.** — Die Auswirkung eines Letalfaktors (lgl) bei *Drosophila melanogaster* auf Wachstum und Differenzierung der Gonaden [1].

1. Problemstellung.

Eine einzelne Genmutation wirkt sich in der Regel entwicklungsphysiologisch so aus, dass mehr als ein Merkmal verändert wird

[1] Ausgeführt mit Unterstützung durch die "Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich". Dem Kuratorium dieser Stiftung danken wir herzlich.